昆 虫 学 报 *Acta Entomologica Sinica*，June 2008，51(6)：659 - 664　　ISSN 0454-6296

三种寄主植物叶片提取物对美洲斑潜蝇雌成虫嗅觉记忆的影响

喻国辉[1,2]**，程　萍**[1]**，古德祥**[2]**，张古忍**[2,*]

（1. 珠海市农业科学研究中心，广东珠海　519075；2. 中山大学有害生物控制与资源利用国家重点实验室/昆虫学研究所，广州　510275）

摘要：先提供气味刺激，再提供含不同寄主植物叶片提取物的蜜糖刺激，采用 Y 型嗅觉仪测定了 3 种寄主植物（丝瓜、番茄和菜豆）叶片表面非挥发性次生化合物刺激对美洲斑潜蝇 *Liriomyza sativae* 雌成虫嗅觉记忆的影响。结果表明：菜豆叶片沸水提取物能促进雌成虫对芳樟醇的嗅觉记忆，而丝瓜和番茄叶片沸水提取物则能提高雌成虫对正己烷的记忆能力。因此，不同寄主植物叶片提取物影响了美洲斑潜蝇雌成虫对不同气味的嗅觉记忆。

关键词：美洲斑潜蝇；嗅觉记忆；芳樟醇；正己烷；非挥发性次生化合物

中图分类号：Q968　　**文献标识码**：A　　**文章编号**：0454-6296(2008)06-0659-06

Influence of host leaf extractions on the olfactory memory of female adults of the vegetable leafminer, *Liriomyza sativae* (Diptera：Agromyzidae)

YU Guo-Hui[1,2], CHENG Ping[1], GU De-Xiang[2], ZHANG Gu-Ren[2,*] (1. Zhuhai Agriculture Research Center, Zhuhai, Guangdong 519075, China; 2. State Key Laboratory of Biocontrol & Institute of Entomology, Sun Yat-sen University, Guangzhou 510275, China)

Abstract: Effects of the boiling water extractions of leaves from three host plants (tower gourd, tomato and kidney bean) on the olfactory memory of female adults of the vegetable leafminer, *Liriomyza sativae* were investigated with Y-type olfactometer by firstly exposing females to linalool diluted with hexane (1∶104, v/v) for 1 h and then to 10% honey water mixed with boiling water extractions of leaves from host plants for 24 h. The results indicated that the extraction of kidney bean leaves promoted the olfactory memory of females to linalool, while the extraction of towel gourd or tomato leaves improved the olfactory memory to hexane. It was so inferred that the extractions of leaves from different host plants might have different influences on the olfactory memory of *L. sativae* females.

Key words: *Liriomyza sativae*; olfactory memory; linalool; hexane; non-volatile chemical compounds

植食性昆虫预先对寄主植物的经历将影响其对寄主植物的定向、鉴别与接受（Papaj and Prokopy, 1989；李月红和刘树生，2004），这种经历可以称之为嗅觉记忆或嗅觉学习行为。昆虫的嗅觉学习行为在传粉昆虫意大利蜜蜂 *Apis mellifera*（Hammer and Menzel, 1995）、植食性昆虫加勒比按实蝇 *Anastrepha suspensa*（Bell and Garde, 1984）、苹绕实蝇 *Rhagoletis pomonella*（Papaj *et al*., 1990）、海灰翅夜蛾 *Spodoptera littoralis*（Fan *et al*., 1997），烟芽夜蛾 *Heliothis virescens*（Hartlieb, 1996）和烟草天蛾 *Manduca sexta*（Daly and Smith, 2000；Daly *et al*., 2001）的成虫、寄生性昆虫中的多种寄生蜂（Vet and Dicke, 1992；Turlings *et al*., 1993；刘树生等，2003）和腐食性昆虫黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster*（Tully and Quinn, 1985；Meller and Davis, 1996）中得到了广泛的研究，昆虫通过嗅觉学习能够缩短搜索寄主所需要的时间或避开非嗜好性寄主植物。此外，植食性昆虫还利用寄主植物产生的一些非挥发性次生化合物提高寄主选择效率（Städler, 1986；Renwick, 1989；Städler and Roessingh, 1990；Renwick *et al*., 1992；

基金项目：国家科技支撑计划课题（2008BADA5B04）

作者简介：喻国辉：男，1976 年生，湖北武汉人，博士，助理研究员，从事农作物病虫害生物防治研究工作

[*] 通讯作者 Author for correspondence, E-mail：zhanggr@mail.sysu.edu.cn

收稿日期 Received：2007-12-19；接受日期 Accepted：2008-04-30

Schoonhoven *et al*.,1998)。

美洲斑潜蝇是一种广食性害虫,在田间调查发现其对不同寄主植物具有明显的偏嗜性,其最嗜寄主为菜豆(刘菁和蒋玉文,1998;喻国辉等,2005a)。美洲斑潜蝇雌成虫对不同种类的活体寄主挥发性气味定向率不同,在嗅觉仪中偏好定向菜豆气味,并对斜纹夜蛾幼虫取食过的菜豆气味表现出回避行为,而对机械损伤的菜豆则无回避行为(喻国辉,2004);蛹期使用芳樟醇处理可以提高美洲斑潜蝇羽化雌成虫对芳樟醇的嗅觉定位(喻国辉等,2005b),显示美洲斑潜蝇的嗅觉学习行为可能参与其寄主偏嗜性选择。此外,研究还发现,美洲斑潜蝇嗜好寄主植物叶片的冷水捣烂物能够刺激成虫在非嗜好寄主上取食(戴小华等,2001);嗜食寄主植物的沸水洗涤物能够刺激美洲斑潜蝇在龙葵上产卵(喻国辉,2004)。但关于气味和非挥发性次生化合物是否联合对美洲斑潜蝇的寄主选择行为产生影响,还缺乏研究报道。

对意大利蜜蜂 *A. mellifera* L.(Sandoz *et al*.,2000)和黑腹果蝇 *D. melanogaster*(Tully and Quinn,1985)的嗅觉学习行为研究发现,能够在嗅觉仪中测定通过经典条件反射诱导的联系性学习。因此,实验设计参考意大利蜜蜂(Sandoz *et al*.,2000)和黑腹果蝇(Tully and Quinn,1985)的嗅觉学习处理方法,先给昆虫提供气味刺激,一定时间后再提供其他不同刺激,然后通过嗅觉仪测定成虫对气味的反应差异来判断是否存在联系性嗅觉学习以及学习的程度。

芳樟醇广泛存在于花的香味中(Knudsen *et al*.,1993),也是豆科植物的挥发性次生化合物,当利马豆 *Phaseolus lunatus* 和大豆 *Glycine max* 受到昆虫为害时,会合成并释放这种化合物(Boland *et al*.,1992;Xu,2003)。使用芳樟醇处理美洲斑潜蝇蛹,能够显著增加羽化雌成虫对芳樟醇的嗅觉定向(喻国辉等,2005b)。因此,本研究以芳樟醇为供试气味,研究美洲斑潜蝇成虫对芳樟醇的嗅觉记忆。

由植物产生的非挥发性次生化合物,按照功能可以分为刺激剂和忌避剂两种类型(Macel and Vrieling,2003)。产卵昆虫用来识别寄主的化合物主要存在于植物叶片的表面,由成虫或幼虫的化学感受器感受,并影响成虫或幼虫的寄主选择(Schoonhoven *et al*.,1998)。虽然参与昆虫寄主识别的化学刺激剂种类繁多,但都具有一个共同的特点,大部分的刺激剂成分都是高度极性和糖苷化的,研究显示这些极性的化合物并非和叶片表面的蜡质层结合在一起,而是需要在相当极性的条件下,才能将它们分离,诸如使用沸水洗涤或在使用氯仿处理后再使用甲醇洗涤(Renwick *et al*.,1992;Traynier and Truscott,1991)。本研究使用沸水提取植物叶片表面的非挥发性次生化合物。

本研究将初羽化的雌虫用正己烷稀释 10 000 倍的芳樟醇处理 1 h,然后分别提供蒸馏水或丝瓜、番茄、菜豆叶片沸水洗涤液配置的 10% 的蜜糖水饲养 24 h,让成虫在气味刺激和蜂蜜、不同寄主叶片非挥发性次生化合物提供的刺激间建立联系,然后测定雌虫在 Y 型嗅觉仪中对使用芳樟醇(使用正己烷稀释 100 000 倍)和正己烷定向比例,比较处理和未经处理的对照是否存在对芳樟醇和正己烷定向的差异,用于评价美洲斑潜蝇雌成虫是否具有在气味和不同寄主植物次生化合物间建立联系性学习的能力,并依此判断气味和非挥发性次生化合物是否联合对其寄主选择行为产生影响。

1 材料与方法

1.1 供试虫源

美洲斑潜蝇在珠海市农业科学研究中心温室中使用 12 号菜豆 *Phaseolus valgaris* L. 饲养,连续传代 3 次。在幼虫期将叶片摘下,平铺在搪瓷托盘中(以湿纱布覆盖,并覆盖塑料袋以防止水分散失过快),置于人工气候箱中饲养(24 ± 1℃,RH 80% ± 10%,光周期 12L∶12D)。化蛹后,将蛹扫出,置于指型玻璃管中,用棉球塞住备用。

1.2 植物非挥发物的提取

称取 20 g 未受到昆虫为害的丝瓜 *Luffa cylindrica*(白丝瓜)、番茄 *Lycopersicon esculentum*(年丰番茄)、菜豆 *Phaseolus valgaris*(12 号菜豆)健康叶片,在 500 mL 沸水(蒸馏水)中洗涤 2 min,冷却过滤,备用。其中丝瓜、番茄和菜豆催芽后播种于装有营养土的塑料花盆中,置于 1 m × 1.5 m× 1.5 m 的纱笼中,采样时植物的生长期分别为出苗后 20 d,30 d 和 20 d。样品采集自植株的中上部。

1.3 美洲斑潜蝇羽化成虫处理

试验用的植物挥发物芳樟醇(纯度 > 99%)购自 SIGMA 公司,用分析纯正己烷作为稀释用溶剂。幼虫期和蛹期未经任何化合物处理的美洲斑潜蝇,对未交尾的羽化成虫区分雌雄,将 1 d 龄雌虫置于玻璃试管中(长 20 cm,口径 2 cm),分成 5 组。其中 4 组用移液器移取 1 μL 浓度为 $1:10^4$ (v/v)的芳樟醇,

滴加在试管壁上，立即用洗涤后烘干的棉塞塞住，置于室温下 1 h 后，再使用移液器移取 1 mL 蒸馏水配置的 10%蜜糖水（处理 1），以及以菜豆（处理 2）、丝瓜（处理 3）、番茄（处理 4）叶片沸水洗涤液配置的 10%蜜糖水，滴加在脱脂棉上，置于试管底部，用棉塞塞住试管，将所有处理置于人工气候箱中（24 ± 1℃，RH 80% ± 10%，光周期 12L∶12D），饲养 24 h 后，用于测定羽化雌成虫对浓度为 $1:10^5$（v/v）芳樟醇和正己烷的嗅觉趋向；对照组仅提供以蒸馏水配置的 10%蜜糖水处理。

1.4　嗅觉反应测定

用自行设计的 Y 型嗅觉仪测定美洲斑潜蝇雌成虫对气味的嗅觉反应（喻国辉等，2005）。Y 型嗅觉仪臂长 10 cm，内径 2.0 cm，两臂夹角 90°，柄长 10 cm。将相同体积的脱脂棉置于两臂前端的磨口塞中，标记处理和对照，然后用移液器吸取 50 μL 待测化合物滴加在处理端脱脂棉上，作为味源，将 50 μL 正己烷滴加在对照端脱脂棉上，作为气味对照。滴加化合物 30 s 后，打开鼓风机的电源开关，使空气进入活性炭过滤，并通过蒸馏水湿润，进入 Teflon 管，然后携带气味从嗅觉仪的两臂进入。空气的流速通过可调式变压器调节输入鼓风机的电压控制在 150 mL/min。测定时，将雌成虫 1 头装在 8 cm 长，直径 2 cm 的玻璃管中，当鼓风机打开后，立即将装有雌成虫的试管对准 Y 型嗅觉仪的释放端，记录释放昆虫的选择行为，以越过 Y 形分叉为准，如 5 min 内仍然停留在释放臂或停留在 Y 形分叉的中间，都记为无反应。每次测定至少 50 头雌虫。每测 10 头雌虫，调换两臂的方向，减少空间和光源对测定结果产生的影响。测定于每日 8∶30 – 17∶00 间进行。每次测定前，将嗅觉仪、磨口塞和试管使用玻璃清洁剂洗涤后于 120℃烘干。记录最终选择进入味源端的雌虫数。

1.5　数据分析

以处理和对照间雌虫选择味源的百分数差异来判断雌虫对味源的嗅觉记忆程度。雌虫选择味源的百分数是指进入味源的虫数和受试总虫数之比。以对照组美洲斑潜蝇定向芳樟醇和正己烷的百分比作为对照，分别比较不同处理雌虫选择芳樟醇和正己烷百分比与对照间的差异，采用两个样本频率的假设检验来分析百分比间的差异显著性（李春喜等，2001）。数据统计分析在 Excel 软件上进行。

2　结果与分析

2.1　不提供寄主次生化合物处理对成虫定向的影响

不提供寄主植物的刺激不能引起美洲斑潜蝇对特殊气味的记忆。成虫羽化后立即提供芳樟醇刺激，并稍后提供蒸馏水配置的 10% 蜜糖水，处理 24 h 后，成虫在嗅觉仪中对芳樟醇（32.00%）和正己烷（24.00%）的选择比例略高于对照组（芳樟醇 28.36%，正己烷 17.91%），无显著差异（t 分别为 0.22 和 0.57，$df = 117$，$P > 0.05$）（图 1∶A），表明雌成虫既未对芳樟醇产生嗅觉记忆，也未对正己烷产生嗅觉记忆。

2.2　菜豆叶片非挥发性次生化合物处理对成虫定向的影响

菜豆叶片表面非挥发性化合物处理能够显著提高美洲斑潜蝇雌成虫对芳樟醇的定向比例（图 1∶B），刺激雌成虫对芳樟醇产生了嗅觉记忆。处理后雌成虫选择芳樟醇的百分比为 50%，显著高于未处理选择芳樟醇的百分比（28.36%）（$t = 2.20$，$df = 115$，$P < 0.05$）。处理同时提高了美洲斑潜蝇对正己烷的反应比率，但处理（32.00%）和对照（17.91%）差异不显著（$t = 1.55$，$df = 112$，$P > 0.05$）。

2.3　丝瓜叶片非挥发性次生化合物处理对成虫定向的影响

丝瓜叶片表面非挥发性化合物处理不能显著提高美洲斑潜蝇雌成虫对芳樟醇的定向比例，但可以显著提高雌成虫对正己烷的定向比例，刺激雌成虫对正己烷产生了嗅觉记忆（图 1∶C）。处理后雌成虫选择芳樟醇的百分比为 44.44%，高于未处理选择芳樟醇的百分比（28.36%），但两者差异不显著（$t = 1.73$，$df = 128$，$P > 0.05$）。处理后，雌成虫选择正己烷的百分比为 38.09%，显著高于未处理选择正己烷的百分比（17.91%）（$t = 2.37$，$df = 128$，$P < 0.05$）。

2.4　番茄叶片非挥发性次生化合物处理对成虫定向的影响

番茄叶片表面非挥发性化合物也不能显著提高美洲斑潜蝇雌成虫对芳樟醇的定向比率，但可以显著提高雌成虫对正己烷的定向比率，刺激成虫对正己烷产生嗅觉记忆（图 1∶D）：处理后的雌成虫选择芳樟醇的百分比为 38.89%，高于未处理斑潜蝇选

择芳樟醇的百分比（28.36%），但差异不显著（$t = 1.03$，$df = 119$，$P > 0.05$）。对照雌成虫选择正己烷的百分比为17.91%，处理后增加为40.74%，两者差异显著（$t = 2.57$，$df = 119$，$P < 0.05$）。

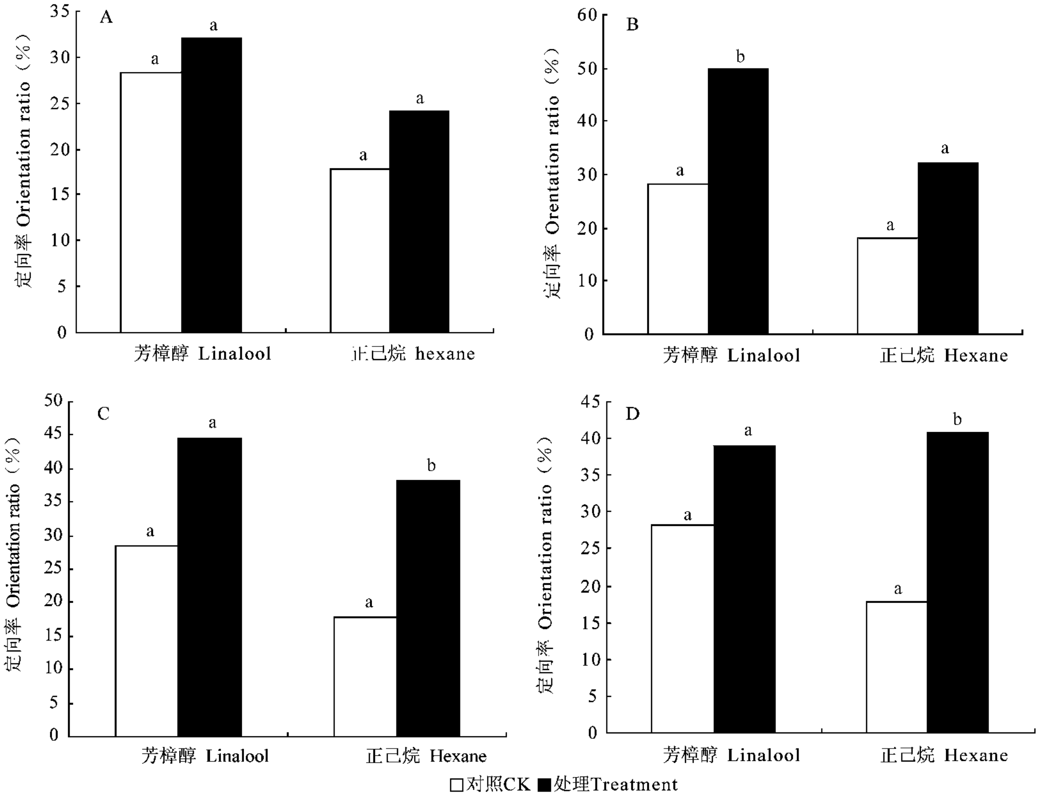

图1　不同处理对美洲斑潜蝇雌成虫选择芳樟醇与正己烷的影响

Fig. 1　Influence of boiling water extractions from three host plant leaves on the olfactory memory of *L. sativae* adult females to linalool and hexane

A：**蒸馏水稀释的10%蜂蜜水处理** Treatment with 10% honey diluted with distilled water；
B：**菜豆叶片沸水洗涤物稀释10%蜂蜜水处理** Treatment with 10% honey diluted with boiling water extraction of kidney bean leaves；
C：**丝瓜叶片沸水洗涤物稀释10%蜂蜜水处理** Treatment with 10% honey diluted with boiling water extraction of tower gourd leaves；
D：**番茄叶片沸水洗涤物稀释10%蜂蜜水处理** Treatment with honey diluted with boiling water extraction of tomato leaves.
CK **对照为蒸馏水稀释10%蜂蜜水处理** 10% honey diluted with distilled water as control. **柱上不同小写写字母表示处理和对照选择气味百分率差异显著**（$P < 0.05$）Different small letters above the column means that there was significant difference in the orientation ration between treatment and CK（$P < 0.05$）.

3　讨论

给美洲斑潜蝇雌成虫提供正己烷稀释10 000倍的芳樟醇后，再分别给予蒸馏水稀释的蜜糖、含有菜豆、丝瓜或番茄叶片非挥发性次生化合物的10%蜜糖处理24 h，嗅觉测定结果显示，美洲斑潜蝇的嗅觉系统不能在气味和蜂蜜刺激间形成联系性学习，但能够在芳樟醇和含有菜豆叶片非挥发性次生化合物的蜜糖刺激间形成联系性学习，还能够在正己烷和含有丝瓜或番茄叶片非挥发性次生化合物的蜜糖溶液刺激间建立联系性学习。这表明不同寄主植物叶的非挥发性次生化合物与气味联合，对美洲斑潜蝇雌性成虫的嗅觉记忆产生了影响。

美洲斑潜蝇的嗅觉系统还表现出能够区别不同气味的能力，这和社会性昆虫——蜜蜂的嗅觉系统能力相似（Paldi *et al.*，2003）。蜜蜂在接受联系性学习训练后，能够区别不同化合物并形成与回报的配对联系，对回报高的气味产生偏嗜性，这种学习行为和蜜蜂在自然界的觅食密切相关。蜜蜂在不同花的气味和花提供的蜜糖回报间形成联系性学习后，可以提高获得高质量或高回报食物的机会。与蜜蜂不同的是，美洲斑潜蝇雌成虫对气味的记忆可能与寄主植物的非挥发性次生化合物提供的刺激相关。当提供菜豆叶片非挥发性次生化合物刺激时，美洲斑潜蝇雌成虫能够在高浓度的背景气味中识别并记忆芳樟醇，当提供的非挥发性次生化合物来自番茄和丝瓜时，美洲斑潜蝇嗅觉系统则对高浓度的背景气味正己烷产生学习和记忆。这种学习是否与不同寄主植物叶片非挥发性次生化合物提供的刺激强度

不同有关,抑或这种在芳樟醇和菜豆叶片非挥发性次生化合物间的学习行为本来就存在于自然界,尚需进一步研究。

值得注意的是,本研究在训练成虫记忆的时候,模拟了经典条件反射训练的程式,先用气味刺激,再提供不同的非挥发性次生化合物的刺激,但测定记忆程度的时候,却使用了测定操作性条件反射记忆的方法。蜜蜂和黑尾果蝇均具有将经典条件反射训练获得的信息传递到操作性条件反射的能力(Tully and Quinn，1985；Sandoz *et al*.，2000)。Sandoz 等(2000)发现使用芳樟醇和苯乙醛训练过伸喙反射的蜜蜂,能够在嗅觉仪中增加对芳樟醇和苯乙醛的选择性。Tully 和 Quinn(1985)则发现黑尾果蝇能够在震动和气味间建立联系,并在 T 型管中选择与震动没有关系的气味。本研究的结果显示,也可以通过操作性条件反射的测定方法来测定美洲斑潜蝇经典条件反射训练的联系行学习行为,但对美洲斑潜蝇经典条件反射的直接测定,需要借助电生理学的方法。

参考文献(References)

Bell WJ，Garde DE，1984. Chemical Ecology of Insects. Chapman & Hall，New York. 205 – 224.

Boland W，Feng Z，Donath J，Gäbler A，1992. Are acyclic C11 and C16 homoterpenes plant volatiles indicating herbivory？*Naturwissenschaften*，79：368 – 371.

Dai XH，You MS，Fu LJ，2001. The influences of water-soluble substances from other plants on the host-selection of *Liriomyza sativae*. *J. Fujian Agric. Univ.*，30(4)：490 – 492.[戴小华，尤民生，傅丽君，2001. 植物水溶物对美洲斑潜蝇寄主选择性的影响. 福建农业大学学报，30(4)：490 – 492]

Daly KC，Durtschi ML，Smith BH，2001. Olfactory-based discrimination learning in the moth，*Manduca sexta*. *J. Insect Physiol.*，47：375 – 384.

Daly KC，Smith BH，2000. Associative olfactory learning in the moth *Manduca sexta*. *J. Exp. Biol.*，203：2 025 – 2 038.

Fan R，Anderson P，Hansson B，1997. Behavioral analysis of olfactory conditioning in the moth *Spodoptera littoralis* (Boisd.)(Lepidoptera：Noctuidae). *J. Exp. Biol.*，200：2 969 – 2 976.

Hammer M，Menzel R，1995. Learning and memory in the honeybee. *J. Neurosci.*，15：1 617 – 1 630.

Hartlieb E，1996. Olfactory conditioning in the moth *Heliothis virescens*. *Naturwissenschaften*，83：87 – 88.

Knudsen JT，Tollsten L，Bergström LG，1993. Floral scents：a checklist of volatile compounds isolated by head-space techniques. *Phytochemistry*，33：253 – 280.

Li CX，Wang ZH，Wang WL，2001. Biological Statistics (2nd ed.). Science Press，Beijing. 56.[李春喜,王志和,王文林，2001. 生物统计学(第二版). 北京：科学出版社. 56]

Li YH，Liu SS，2004. Learning in phytophagous insects. *Acta Entomologica Sinica*，47(1)：106 – 116.[李月红，刘树生，2004. 植食性昆虫的学习行为. 昆虫学报，47(1)：106 – 116]

Linhart YB，1991. Disease，parasitism and herbivory：Multidimensional challenges in plant evolution. *Trends Ecol. Evol.*，6：392 – 396.

Liu J，Jiang YW，1998. Host selectivity of American leafminer (*Liriomyza sativae* Blanchard). *China Vegetable*，(1)：1 – 4.[刘箐，蒋玉文，1998. 美洲斑潜蝇寄主选择性研究. 中国蔬菜，(1)：1 – 4]

Liu SS，Jiang LH，Li YH，2003. Learning in adult hymenopterous parasitoids during the process of hostforaging. *Acta Entomologica Sinica*，46(2)：228 – 236.[刘树生，江丽辉，李月红，2003. 寄生蜂成虫在寄主搜索过程中的学习行为. 昆虫学报，46(2)：228 – 236]

Macel M，Vrieling K，2003. Pyrrolizidine alkaloids as oviposition stimulants for the cinnabar moth，*Tyria jacobaeae*. *J. Chem. Ecol.*，29：1 435 – 1 446.

Meller VH，Davis RL，1996. Biochemistry of insect learning：Lessons from bees and flies. *Insect Biochem. Mol. Biol.*，26：327 – 335.

Paldi N，Zilber S，Shafir S，2003. Associative olfactory learning of honeybees to differential rewards in multiple contexts：Effect of odor component and mixture similarity. *J. Chem. Ecol.*，29：2 515 – 2 538.

Papaj DR，Prokopy RJ，1989. Ecological and evolutionary aspects of learning in phytophagous insects. *Annu. Rev. Entomol.*，34：315 – 350.

Papaj DR，Roitberg BD，Opp SB，Aluja M，Prokopy RJ，Wong TTY，1990. Effect of marking pheromone on clutch size in the Mediterranean fruit fly. *Physiol. Entomol.*，15：463 – 468.

Renwick JAA，Radke CD，Sachdev-Gupta K，Städler E，1992. Leaf surface chemicals stimulating oviposition by *Pieris rapae* (Lepidoptera：Pieridae) on cabbage. *Chemoecology*，3：33 – 38.

Renwick JAA，1989. Chemical ecology of oviposition in phytophagous insects. *Experientia*，45：223 – 228.

Sandoz JC，Lalol D，Odoux JF，Pham-Delègue MH，2000. Olfactory information transfer in the honeybee：Compared efficiency of classical conditioning and early exposure. *Anim. Behav.*，59：1 025 – 1 034.

Schoonhoven LM，Jermy T，van Loon JJA，1998. Insect-Plant Biology：From Physiology to Evolution. Chapman & Hall，London.

Städler E，1986. Oviosition and feeding stimuli in leaf surface waxes. In：Juniper B，Southwood R eds. Insects and the Plant Surface. Edward Arnold，London. 105 – 121.

Städler E，Roessingh P，1990. Perception of surface chemicals by feeding and ovipositing insects. *Symp. Biol. Hung.*，39：71 – 86.

Traynier RMM，Truscott RJW，1991. Potent natural egg-laying stimulant for cabbage butterfly *Pieris rapae*. *J. Chem. Ecol.*，17：1 371 – 1 380.

Tully T，Quinn WG，1985. Classical conditioning and retention in normal and mutant *Drosophila melanogaster*. *J. Comp. Phys. A*，157：263 – 277.

Turlings TCJ，Wäckers FL，Vet LEM，Lewis WJ，Tumlinson JH，1993. Learning of host-finding cues by Hymenopterous parasitoids. In：Papaj DR，Lewis AC eds. Insect Learning. Chapman & Hall，New York. 51 – 78.

Vet LEM，Dicke M，1992. Ecology of infochemical use by natural enemies in a tritrophic context. *Ann. Rev. Entomol.*，37：141－172.

Xu T，2003. Herbivore-induced Plant Chemical Defense. Ph. D. Dissertation，State Key Laboratory for Biological Control & Institute of Entomology，Sun Yat-sen University，Guangzhou. **[徐涛，**2003. **虫害诱导的植物防御. 广州：中山大学博士学位论文]**

Yu GH，2004 Host Selection and Olfactory Learning Behavior of Vegetable Leafminer，*Liriomyza sativae* Blanchard（Diptera：Agromyzidae）. Ph. D. Dissertation，State Key Laboratory for Biological Control & Institute of Entomology，Sun Yat-sen University，Guangzhou. 10－32. **[喻国辉，**2004. **美洲斑潜蝇寄主选择和嗅觉学习行为研究. 广州：中山大学博士学位论文.** 10－32**]**

Yu GH，Li YP，Gu DX，Zhang GR，2005a. Effect of parameters on the analysis of host selection preference of *Liriomyza sativae* Blanchard. *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Sunyatseni*，44（1）：64－67. **[喻国辉，李一平，古德祥，张古忍，**2005a. **不同参数对美洲斑潜蝇寄主选择偏嗜性分析的影响. 中山大学学报（自然科学版），**44（1）：64－67**]**

Yu GH，Cheng P，Zhang WQ，Gu DX，Zhang GR，2005b. Influence of chemical environment in pupal stage on the olfactory orientation of adults in *Liriomyza sativae* Blanchard. *Acta Entomologica Sinica*，48（1）：68－73. **[喻国辉，程萍，张文庆，古德祥，张古忍. 美洲斑潜蝇蛹期化学环境对成虫嗅觉定向的影响.** 2005b. **昆虫学报，**48（1）：68－73**]**

（责任编辑：袁德成）